Taapken J. Resultaten van het ringonderzoek betreffende de vogel trek, ingesteld door het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden, XLII (1955), 1 // Limosa.— 1957.— **30**, N 2/3.— S. 127—154.
Taapken J. Resultaten van het ringonderzoek betreffende de vogel trek, ingesteld door het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (voortegzet door het Vogeltrekstation) te Leiden, XLIII (1956), 1 // Ibid.— 1958.— **31**, N 2.— S. 156—187.
Verheyen R. Resultats du Baguement des Oiseaux en Belgique (Exercice 1961) // Gerfaut.— 1962.— **52**.— P. 467—526.
Verheyen R. Reprises en Belgique d'oiseaux bagues a l'etranger (Exercice 1962) // Ibid.— 1963.— **53**.— N 4.— P. 565—614.
Verheyen R. Resultats du Centre belge de Baguement (Exercice 1963 du 1. Vol. 1963 du 1. Vol. 1964) // Ibid.— 1964.— **54**, N 3.— P. 181—267.
Wassenaar R. Euring Data Bank // Ann. Rep.— 1984.— **9**.— P. 1—26.
Zink G. Vom Zug der Grossen Rohrdommer (Botaurus stellaris) nach den Ringfunden // Vogelwarte.— 1958.— **19**.— S. 243—248.

Институт зоологии
Болгарской Академии наук (София)
Получено 29.12.89

УДК 599.323.4

Я. Зима, И. В. Загороднюк, В. А. Гайченко, Т. О. Жежерина

ПОЛИМОРФИЗМ И ХРОМОСОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS (RODENTIFORMES)

Microtus rossiaemeridionalis, Ognev, 1924 — кариологически один из наиболее хорошо изученных видов Arvicolidae. Обусловлено это тем, что до разработки морфологических критериев (Загороднюк, 1991а) диагностика видов группы *«arvalis»* проводилась преимущественно с использованием кариологических методов. Долгое время считалось, что этот вид имеет неизменный кариотип с 2n=54 и NF=56 (Малыгин, 1983). Однако выявляемые в последнее время случаи его изменчивости позволяют заключить, что в пределах юго-западной группы популяций существует полиморфизм, определяемый изменениями положения центромеры в ряде аутосомных пар (Zima et al., 1981; Belcheva et al., 1985 и др.). Анализ таких фактов, дополняемый новыми данными по кариологии вида из ряда ранее не исследованных местностей, и лег в основу данной работы.

Материал. Сборы *Microtus* ex gr. *«arvalis»* проведены в 1977—1989 гг. в примерно 80 местностях Украины, Болгарии и Греции. Всего кариотипировано около 250 экз., из которых 81 из 20 местностей диагностированы как *M. rossiaemeridionalis* (2n=54). В отличие от симпатричного вида-двойника *M. arvalis* исследуемый вид населяет широкий спектр биотопов — от остепненных лугов и стогов до лесополос и плавней. Номера пунктов сбора соответствуют приведенным на карте (рис. 2).

Греция: (1) — Перама, ном Янина (terra typica *epiroticus*), 1 экз., 1985; (2) — Ефира, р-н Салоники, 1 экз., 1983; (3) — там же, Кумина, 1 экз., 1983.

Болгария: (4) — Baldevo, р-н Благоевграда, 1 экз.; (5) — Alen Mak (ЮВ Болгария), 1 экз.; (6) — Бургас, 1 экз.

Украина (южная половина): (7) — Вилково, о-в Полуденный в Килийском гирле, 2 км от моря, плавни у уреза воды, 1 экз.; (8) — Белгород-Днестровский (18 км к З), поле люцерны, 1 экз.; (9) — Херсонская обл., Черноморский заповедник, с. Рыбальче, поды между заросшими барханами, 2 экз.; (10) — Аскания-Нова, лесополосы, 10 экз.; (11) — Молочный лиман, Степановка, 2 экз.; (12) — Первомайский р-н, между Геновка и Романова-Балка, 4 экз.; (13) — там же, Мигея, лесные поляны в каньйоне Ю. Буга, 2 экз.

Украина (северная половина): (14) — Кременец, 1 экз.; (15) — Канев, склоны прав. берега Днепра, опушка леса и о-в Круглик; (16) — Белая Церковь, посев клевера (5 экз.) и стог соломы (1 экз.); (17) — Киев, ЮЗ окраина, Чабаны, скирда соломы, 3 экз.; ЮВ окраина, поля орошения, 3 экз.; (18) — Чернобыльский р-н, Копачи, Нов.

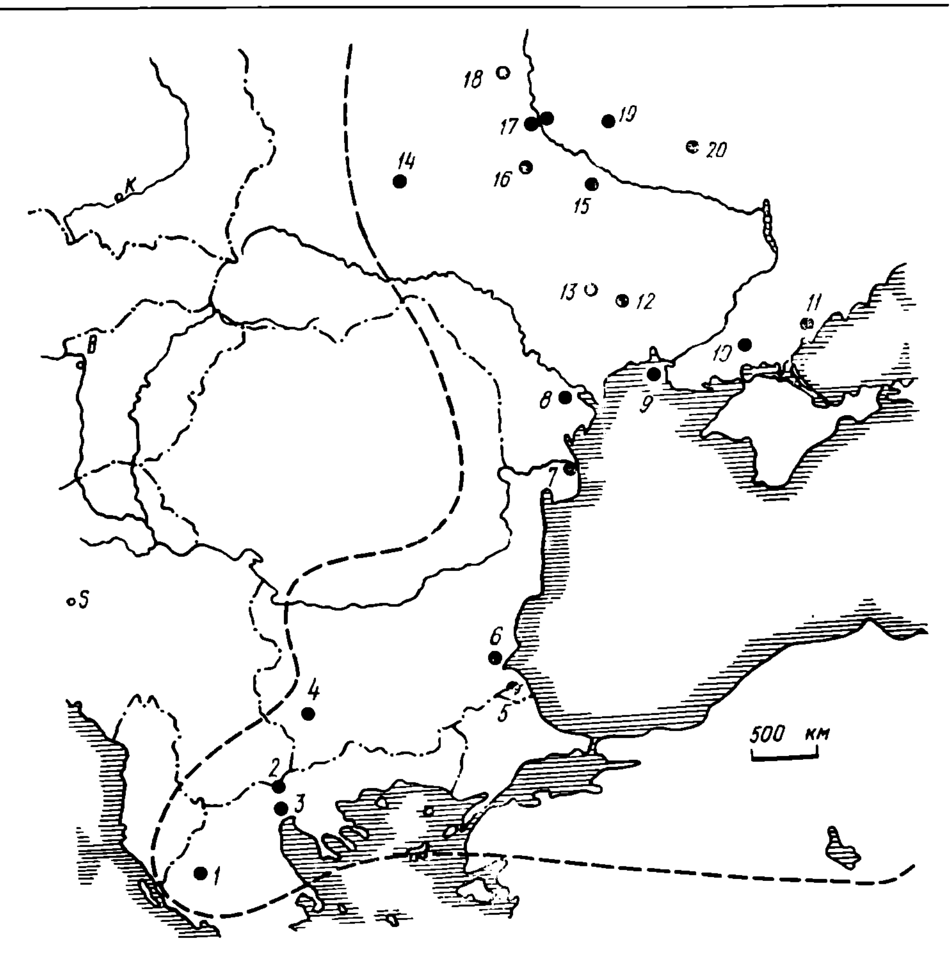


Рис. 1. Идиограмма нормального хромосомного набора *Microtus rossiaemeridionalis* (*А*) и выявленные у этого вида структурные перестройки хромосом (*Б*).

Красница, Ново-Шепеличи, залужение, 37 экз.; (19) — Полтавская обл., Пирятинский р-н, Малютинцы, стог соломы, 2 экз.; (20) — Козельщина, посев клевера, 1 экз.

Мы искренне признательны своим коллегам д-ру Вл. Вогралику и д-ру Д. Фринта (Университет Карла), И. В. Жежерину и С. В. Межжерину (Институт зоологии АН Украины), С. В. Тесленко (Полтавский пединститут) и Л. Г. Виноградской (Киевский Университет) за предоставленные материалы и помощь в отлове животных.

Нормальный кариотип *Microtus rossiaemeridionalis*. В норме кариотип восточноевропейской полевки состоит из 54 хроосом, 2n=54, NF=56, X—M, Y—A. Основная часть хромосомного набора представлена акроцентриками, образующими непрерывно убывающий размерный ряд. Исключение составляют две аутосомные пары (наибольшая и наименьшая в наборе) и пара половых хромосом. Такой кариотип отмечен в большинстве иследованных популяций *Microtus rossiaemeridionalis* (рис. 1, *А*).

Хромосомная изменчивость. Отклонения от описанного хромосомного набора выявлены в ряде популяций юго-западной части ареала вида. В общей сложности хромосомная изменчивость выявлена в 6 локальных местонахождениях вида при примерно 300 изученных к настоящему времени (около 2 %). Аномалии выявлены соответственно у 24 особей из примерно 650 изученных (около 3,8 %). Вся зарегистрированная из-

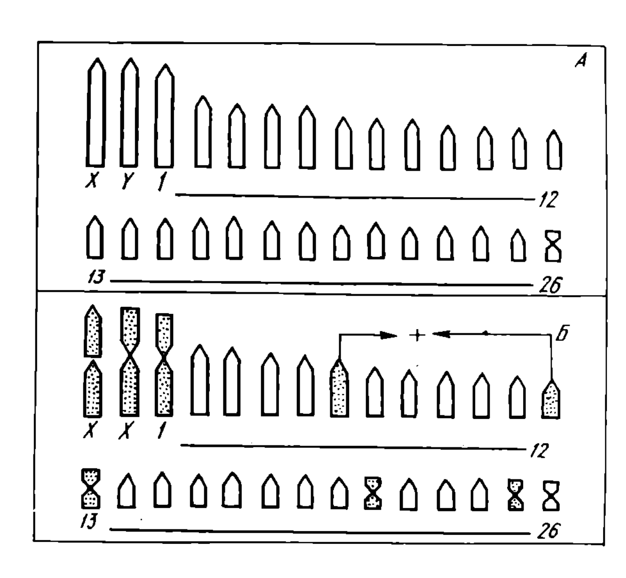


Рис. 2. Географическое распространение *Microtus rossiaemeridionalis* и места сбора материала для данного исследования.

менчивость отнесена на счет 8 структурных перестроек хромосом, в том числе — 5 перицентрических инверсий (4 из них в аутосомах), из которых 4 зарегистрированы в гомозиготном состоянии, 1 диссоциации (Х-хромосома), 1 потери аутосомной пары и 2 случаев мозаицизма по робертсоновским транслокациям аутосом (рис. 1, *Б*). Эта информация сведена в табл. 1.

Полиморфизм по числу хромосом. Описано только 2 случая мозаицизма по 2n, зарегистрированных на острове Св. Георгия в дельте Дуная (Raicu et al., 1986) и в долине реки Аракс в Армении (Малыгин, Орлов, 1975). В первом случае у одного из 5 исследованных экземпляров выявлен клок клеток с 2n=50, тогда как во втором случае мозаиками оказалось 3 особи из 7 кариотипированных. В костно-мозговой ткани у них от 38 до 94 % клеток имели 2n=53, что авторы связывают с центрическим соединением средне-размерных аутосом (Малыгин, 1983). Помимо этого случая *M. rossiaemeridionalis* в Закавказье больше ни разу не зарегистрирована. Возможно, эту находку следовало бы относить к другому виду — *M. transcaspicus*, для которого подобное центрическое слияние является нормой.

Еще один необычный кариотип описан для одного из 5 изученных *rossiaemeridionalis* из дельты Дуная (Gavrila et al., 1985): у этого экземпляра 2n=52, что авторы связывают с полной утратой одной из наиболее мелких аутосомных пар (G-окраска). Подобные различия у ряда палеарктических Arvicolini имеют место на межвидовом уровне (Агаджанян, Яценко, 1984). Все эти случаи изменчивости являются абберациями, и мы не имеем оснований рассматривать их как проявления полиморфизма популяций.

Вариации содержания С-гетерохроматина. Во всех случаях получена сходная картина распределения *С*-гетерохроматина в хромосомах, где он локализован в виде ярких прицентромерных блоков во всех аутосомальных парах; Х-хромосома имеет крупный *С*-блок в дистальной части, Y-хромосома целиком гетерохроматиновая (Белчева и др., 1977; Загороднюк, 1985; Малыгин, Яценко, 1986; наши данные). Общее его содержание — 25,8 % от длины диплоидного набора самки — является одним из наибольших у Arvicolini (Загороднюк, 1990). По данным В. М. Малыгина (1983) *С*-блок и Х-хромосоме составляет 1/3 ее длины, тогда как по нашим данным — около 1/2, но эти расхождения мы связываем с различной трактовкой сходных данных.

В первой паре аутосом *(comvar)* *С*-блок несколько более мелкий, чем в других парах. В то же время у особей с измененным положением центромеры (A→M) *С*-блоки отсутствуют (Belcheva et al., 1985). У *M. obscurus* полиморфизм по морфологии этой аутосомной пары (A→St) также сопряжен с потерей *С*-блока в *St*-центрическом гомологе (Воронцов и др., 1984; Загороднюк, 1991).

В одном из недавно открытых островных изолятов в Скандинавии

Таблица 1. Встречаемость отдельных типов хромосомной изменчивости в популяциях Microtus rossiaemeridionalis

Местность	Вариации 2n	Вариации NF	Источник
о-в Орлов, залив Тендра 30 экз. 2n=54, NF==56—61	нет	10 экз. PI (A/M) пары comvar и 2 средне-мелких парах аутосом (M/M)	Гайченко, 1976
там же, 15 экз. 2n=54, NF=56—57	нет	PI (A/M) в паре comvar, 1 экз.	Загороднюк, 1990
Армения, долина Аракс, 7 экз. 2n=53—54, NF==56	3 экз. M (RT 2 мелких пар аутосом)	нет	Малыгин, Орлов 1975; Малыгин, 1983
Болгария, Толбухин, 14 экз. 2n=54—55, NF==56—57	диссоциация X-хромосомы 1 экз.	PI (A/M) в паре comvar, 2 экз.	Belcheva et al., 1985
Дельта Дуная, о-в Св. Георгия 9 экз. 2n=54, NF=56—57	нет	то же, 1 экз.	Zima et al., 1981
там же, 5 экз. 2n=52, 54, NF=54, 56	1 экз.: Del наименьшей акроцент. пары	нет	Gavrila et al., 1984
там же, 5 экз. 2n=50, 54; NF=58	1 экз. M(2n==54/50)	PI в X- и 2 парах мелких аутосом, все гомозиготы	Raicu et al., 1986

Примечание: M — мозаик, PI — перицентрическая инверсия, Del — утрата, RT — робертсоновская транслокация.

(очевидный завоз человеком) выявлена особь (1 из 6 изученных) с делецией большого участка гетерохроматина на одном из гомологов X-хромосомы (Fredga et al., 1990). Это отчасти сходно с абберацией, описанной в работе Белчевой с соавт. (табл. 1).

Полиморфизм по числу хромосомных плеч. Из размерного ряда хромосом своими крупными размерами выделяется пара половых хромосом (X, Y) и первая пара аутосом (*comvar*). Именно для них и отмечена популяционная изменчивость (табл. 2).

Диссоциация X-хромосомы выявлена у одной самки из Болгарии (Belcheva et al., 1985). Это единственный подобный случай у полевок, который, по мнению авторов, свидетельствует о ее сложносоставной структуре (X-аутосомная транслокация?). Очевидно, разрыв произошел по

Таблица 2. Соотношение частот встречаемости A- и M-центрического морфотипов пары comvar в полиморфных популяциях Microtus rossiaemeridionalis

Местность	Соотношение, экз.: наблюдаемое AA	AM	MM	ожидаемое AA	AM	MM	Частота M-типа %	n	Источник
о-в Орлов	20	9	1	20,0	9,0	1,0	18,33	30	Гайченко, 1976
там же	14	1	0	14,0	1,0	0,0	3,33	15	Загороднюк, 1990а
о-в Св. Георгия	6	3	0	6,2	2,5	0,3	16,67	9	Zima et al., 1981
там же	5	0	0	5,0	0,0	0,0	0,00	5	Gavrila e. a., 1984
там же	0	3	2	0,5	2,1	2,5	70,00	5	Raicu et al., 1986
Болгария	26	2	0	26,0	1,9	0,0	3,57	28	Belcheva et al., 1985
В целом:									Расхождение частот
о-в Орлов	34	10	1	33,8	10,4	0,8	13,33	45	$x^2=0,067$ $P>0,1$
о-в Св. Георгия	11	6	2	10,3	7,4	1,3	26,32	19	$x^2=0,690$ $P>0,1$
все выборки	71	18	3	69,6	20,9	1,6	13,04	92	$x^2=1,656$ $P>0,1$

краю гетерохроматинового блока, занимающего дистальную половину X-хромосомы. У близкого вида *M. transcaspicus* *G*-рисунок X-хромосомы полностью инвертирован (Малыгин, 1983), следовательно, формирование или активация латентных центромер в X-хромосоме *arvalis* s. l. может происходить относительно легко.

Наиболее распространенным является иной тип изменчивости, впервые описанный для популяции острова Орлов в Тендровском заливе, восточнее устья Днепра (Гайченко, 1976). Из 30 кариотипированных особей 10 оказались носителями 3 структурных перестроек. Известно, что 1 ♂ имел крупную пару *M*-центрических аутосом (NF=58), и еще по крайней мере одна особь — крупный непарный *M*-центрик и 2 пары среднеразмерных (помимо стандартной наименьшей пары) *M*-центриков, NF=61. Общее число гетерозигот (A/M) по паре comvar составило 9 экз. Повторное обследование этой популяции в 1987 году показало, что лишь 1 из 15 особей имела одну непарную крупную двуплечую аутосому (Загороднюк, 1990a). Снижение частоты структурной перестройки с 18,3 до 3,3 % можно объяснить затоплением значительной части острова в 1982 г.

Наиболее структурно нестабильным оказался кариотип полевок из дельты Дуная, остров Св. Георгия. В 1981 г. полиморфизм по первой аутосомальной паре был выявлен нами при изучении выборки из 9 экз. (Zima et al., 1981), один из которых оказался структурной гетерозиготой (A/M, p=16,7 %). В дальнейшем та же изменчивость выявлена в ближайшей популяции (Raicu et al., 1986), но авторы интерпретировали это как диморфизм половых хромосом. Очевидно, что по воле случая гетерозиготными по инверсии оказались особи гетерогаметного пола (3 ♂): p=70 (!) %.

Параллельно тот же тип изменчивости выявлен в материковой популяции из Болгарии (Belcheva et al., 1985). 2 особи из района города Толбухин оказались структурными гетерозиготами (A/M). Известно, что 57 *arvalis* s. l. происходили из 4 местностей, в 2 из них выявлены только *M. rossiaemeridionalis* и в одной оба вида-двойника. Если допустить, что выборки были сравнимого объема (около 14 экз.), то p=7,02 %.

Географическое распространение хромосомных перестроек. Как следует из проанализированных выше данных, хромосомная изменчивость *M. rossiaemeridionalis* не связана лишь с островными эффектами и, следовательно, является исторически давним «приобретением» вида. Очевидно, что наибольшая концентрация хромосомно полиморфных популяций наблюдается в юго-западной части видового ареала, что мы связываем с историей его формирования. Несомненно, что на равнины Восточной Европы вид расселился относительно недавно, после эпохи Днепровского оледенения. Наиболее вероятным центром его формирования были Малая Азия и Балканы, о чем свидетельствует и тот факт, что на юге-востоке Европы сохраняется наибольшее кариотипическое разнообразие вида.

На левобережье Дуная и в его дельте выявлены все 5 известных для вида типа хромосомной изменчивости — инверсия в первой маркерной паре аутосом, мозаицизм по 2n, диссоциация X-хромосомы, перицентрические инверсии в средне-мелких аутосомах, делеция наименьшей аутосомальной пары акроцентриков. В полиморфных популяциях частота структурной перестройки в первой паре аутосом составляет в среднем 10—20 %, примерно с той же частотой встречаются особи с анормальными кариотипами по всей юго-западной части ареала. Не исключено также, что эта изменчивость отчасти связана с более общим явлением — широкой хромосомной изменчивостью в районах выхода и концентрации естественных мутагенов (см. Vorontsov, Lyapunova, 1984).

Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Сб. Тр. зоомузея МГУ.— 1984.— 22.— С. 135—190.
Белчева Р. Г., Пешев Ц. Х., Раджабли С. И. Анализ хромосомного набора болгарской популяции обыкновенной полевки (Microtus arvalis) // Зоол. журн.— 1977.— **56**, вып. 2.— С. 315—317.
Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок Microtus arvalis и M. epiroticus // Там же.— 1984.— **63**, вып. 10.— С. 1555—1565.
Гайченко В. А. Хромосомный полиморфизм обыкновенной полевки Украины // Пробл. экол. и морфол. животных.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976.— С. 6—8.
Загороднюк И. В. Об изменчивости кариотипа обыкновенных полевок // Вестн. зоологии.— 1985.— № 6.— С. 79—82.
Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Там же.— 1990.— № 2.— С. 26—37.
Загороднюк И. В. Закономерности проявления хромосомного полиморфизма у полевок трибы Arvicolini (Rodentia) // Фенетика природных популяций.— М., 1990а.— С. 88—90.
Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы Microtus arvalis (Rodentia): таксономическая оценка // Вестн. зоологии.— 1991.— № 1.— С. 36—45.
Загороднюк И. В. Систематическое положение Microtus brevirostris (Rodentiformes): Материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Там же.— 1991.— № 3.— С. 26—35.
Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок.— М.: Наука, 1983.— 208 с.
Малыгин В. М., Орлов В. Н. Хромосомные мозаики в популяции 54-хромосомной обыкновенной полевки Microtus subarvalis из Армении // Материалы Всесоюз. совещ. по систематике и цитоген. млекопитающих.— М.: Наука, 1975.— С. 28—29.
Малыгин В. М., Яценко В. Н. Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Mammalia) // Зоол. журн.— 1986.— **65**, вып. 4.— С. 579—591.
Belcheva R. G., Topaschka-Ancheva M. N., Gerassimov S. Kariological characteristics of Microtus epiroticus in Bulgaria // Докл. Болг. АН.— 1985.— **38**, N 11.— P. 1555—1557.
Fredga K., Jaarola M., Ims R. A. et al. The "common vole" in Svalbard identified as Microtus epiroticus by chromosomal analysis // Polar Research.— 1990.— 8.— P. 283—290.
Gavrila L., Lungeanu A., Stepan C., Murariu D. The cytogenetic study of the species Microtus epiroticus (Ondrias, 1966) (Mammalia, Arvicolidae) from Romania // Trav. Mus. Hist. Nat. "Gr. Antipa".— 1984.— **25**.— P. 341—346.
Raicu P., Duma D., Hamar M., Tuta A. Polimorfismu cromosomial la populatii alopatrice de Microtus arvalis Pall. si M. epiroticus // An. Univ. Bucuresti Biol.— 1986.— **35**.— P. 75—81.
Vorontsov N. N., Lyapunova E. A. Explosive chromosomal speciation in seismic active region // Chromosomes Today.— 1984.— 8.— P. 279—294.
Zima J., Cerveny J., Hrabe V. et al. On the occurence of Microtus epiroticus in Rumania (Arvicolidae, Rodentia) // Folia zool. (Brno).— 1981.— **30**, N 2.— P. 139—146.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)
Институт систематической и экологической биологии
Чешской и Словацкой АН (Брно)

Получено 19.06.1990

Polymorphism and Chromosomal Variability in Microtus rossiaemeridionalis (Rodentiformes). Zima J., Zagorodniuk I. V., Gaichenko V. A., Zhezherina T. O.— Vestn. zool., 1991, N 4.— New data on distribution and karyology of 54-chromosome species of the "arvalis" group are presented. Karyotypes of 81 specimens from 20 localities of Greece, Bulgaria and Ukraine were studied and no chromosomal aberrations were found. On the basis of original and literary data, geographical distribution and chromosomal variation frequencies in *M. rossiaemeridionalis* populations were revised and calculated. As a result, total list consists of 8 structural rearrangements registered in 25 specimens (3,8 % of studied by different authors) of 6 populations (2 % of studied). All abnormal karyotypes were found in South-Western part of *M. rossiaemeridionalis* range. The highest frequencies of most of them are found in the Danube estuary. The pericentric inversion in the biggest autosomal pair ("comvar") is considered as only true chromosomal polymorphism. All other types of chromosomal variation listed are suggested to be individual aberrations. "Comvar" chromosome pericentric inversion frequency (M-centric instead of normal A-centric) in the polymorphic populations is p = 13,04 %. "Comvar" morphotypes distribution responds to Hardy-Weinberg law.